自我空间与非自我空间参考系转换的神经机制

刘佳丽[1,2] 赵海潮[1,2] 何清华[1,2]

(1 西南大学心理学部；2 西南大学认知与人格教育部重点实验室，重庆 400715)

摘要 生物利用自我中心和非自我中心两种参考系表征空间信息，二者的相互转换是认知地图的形成与应用的关键。前人研究提出顶叶-压后皮质-内侧颞叶环路支持空间参考系相互转换，但具体作用机制尚不清楚。本研究以计算模型为指导，拟采用颅内脑电记录技术，从以下三方面探究空间参考系转换的神经机制:1) 顶叶-压后皮质-内侧颞叶对自我、非自我中心空间信息的动态表征；2) 压后皮质对联合自我-非自我中心空间信息的表征机制；3) 顶叶、压后皮质以及内侧颞叶脑区在参考系转换过程中的信息交互。在此基础上，本研究拟利用深部电刺激技术，在安全范围内对压后皮质施加电刺激，探索参考系转换的因果机制。本研究不仅有助于丰富空间导航相关理论框架，也可为空间认知老化的干预提供指导。

关键词 空间参考系，自我中心空间表征，非自我中心空间表征，认知地图，颅内脑电

收稿日期：2024-12-18

*国家自然科学基金青年项目 (32400867)

通信作者：何清华，E-mail: heqinghua@swu.edu.cn

1. 研究意义

古人有云："不识庐山真面目，只缘身在此山中"，此言深刻揭示了空间认知中的一个核心议题——空间参考系转换。在日常环境认知中，我们常使用自我中心的参考系 (图 1 A)，即以"我"为坐标原点，来感知周遭的上下左右，对外界事物的空间表征随观察者的视角而变化(Wang et al., 2020)。然而，为了获得对空间关系的全局性理解，我们必须将自我空间参考系转换为与观察者视角无关的非自我中心参考系，即依据外界的地标或环境的几何形状等客观线索来定义的参考系，如使用东南西北等方位表征空间方位(Wang et al., 2020)。

空间参考系的转换对于全面认知空间结构、指导有效导航至关重要，具体体现在以下三个方面：1) 记忆编码过程中，基于特定视角的自我中心表征需要被转化、整合为与视角无关的非自我中心表征，以便被长期地存储，即形成认知地图(Bicanski & Burgess, 2018)。2) 想象、回忆以及导航动作的执行依赖于特定视角的自我中心表征，这些表征通常由记忆中存储的非自我中心表征转换而来(Bicanski & Burgess, 2018)。3) 导航过程中，自我中心表征支持对局部环境布局感知，该表征需要与全局线索相关的非自我中心空间表征相互作用以实现导航者的自我定位(Bicanski & Burgess, 2020)。已有研究表明顶叶与内侧颞叶分别参与到自我中心、非自我中心的空间表征，而压后皮质则可能是支持两种表征相互转换的关键脑区(Bicanski & Burgess, 2018; Wang et al., 2020)，但空间参考系转换的具体神经机制尚不清楚。鉴于自我中心与非自我中心空间参考系如何相互转换是空间导航的核心问题，探索该过程等神经机制可丰富空间导航领域的理论研究，为类脑导航智能体的开发提供理论指导。

此外，对空间参考系转换的神经机制研究也具有重要应用价值。空间能力衰退是老化的重要早期表现之一。研究表明，老化会导致非自我中心导航能力的下降以及空间参考系切换的困难等问题(Colombo et al., 2017; Ekstrom & Hill, 2023)。因此，探究空间参考系转换的神经机制可为老化相关的认知功能变化、早期评估和干预提供理论指导。

2. 国内外研究现状评述

2.1 空间参考系转换的理论模型

已有不少计算模型建模了自我中心和非自我中心参考系转换的过程(Alexander, Robinson, et al., 2023; Bicanski & Burgess, 2018, 2020)，其中 Burgess 等人 (2018) 提出的计

算模型 (Bicanski & Burgess model, BB model) 广受认可。该模型认为顶叶-压后皮质-内侧颞叶神经群体的协同作用支持空间参考系的转换 (图 1 C)，具体过程如下：在学习阶段，即自下而上的自我-非自我中心参考系转换阶段，经过高度处理的感觉信息输入传至顶叶，形成自我中心边界向量表征和自我中心目标向量表征，随后压后皮质联合编码来自顶叶皮层的自我中心表征和来自丘脑前核等边缘脑区的头朝向信号 (图 1 D)，并投射至内侧颞叶形成非自我中心边界向量表征和非自我中心目标向量表征(Bicanski & Burgess, 2018)。内侧颞叶的边界向量细胞和目标向量细胞，与鼻周皮质中表征边界和目标身份的神经元相互协作，共同形成位置细胞，上述细胞通过赫布学习构建吸引子网络，从而实现对整体环境布局的有效编码 (Bicanski & Burgess, 2020; Wang et al., 2020)。当上述转换电路反向作用时，便可以从非自我中心记忆中重建自我中心表征以支持回忆、想象和运动执行，即完成自上而下的非自我-自我中心参考系转换(Bicanski & Burgess, 2018)。

BB model 描述了空间参考系转换的三个关键子过程：1) 顶叶对自我中心空间信息的表征；内侧颞叶对非自我中心空间信息的表征。2) 压后皮质对联合空间信息的表征。3) 自我中心、非自我中心空间表征脑区以及联合空间表征脑区的信息交互。该模型预测的一些细胞类型，如目标向量细胞目前已被证实(Høydal et al., 2019)，但目前支持该模型的证据大部分来自啮齿类动物的单神经元记录以及少量人类实验证据，尚缺乏大脑环路层面的证据。下文将概述与空间参考系转换三个子过程相关的实证研究。

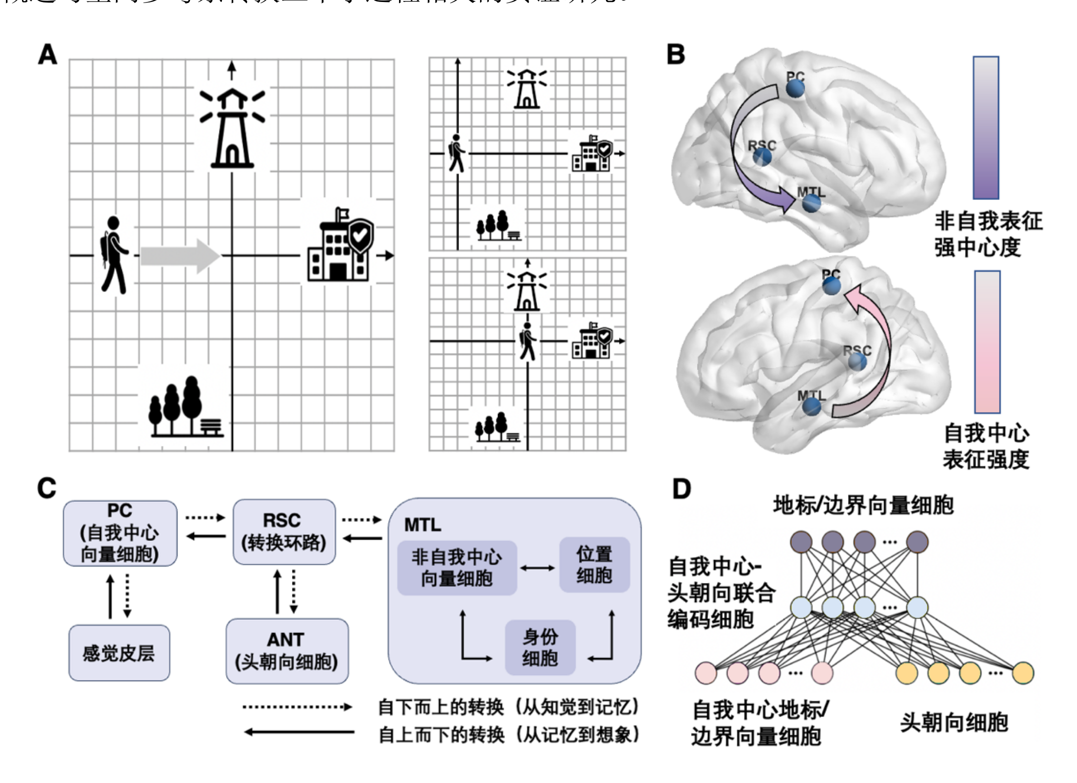


图 1 研究背景

A 空间参考系示意图，左侧：非自我中心参考系，以世界为中心，该参考系下客体的空间表征与导航者无关，如不管导航者如何运动，灯塔始终位于环境北方，此时北方为目标非自我中心方向。右侧：自我中心参考系以观察者为中心，该参考系下客体的空间表征随观察者的运动而变化，如运动前灯塔位于导航者的左前方，运动后灯塔位于导航者的左方，左前方和左方是目标的非自我中心方向。B 自我中心空间变量与非自我中心空间变量在脑区上的表征。根据已有文献，研究者推测内侧颞叶的区域更倾向于编码全局非自我中心信息，而顶叶皮层则更专注于表征局部自我中心信息。C 参考系转换的计算模型 (Bicanski & Burgess model，BB model)。感觉信息输入传至顶叶形成自我中心表征，压后皮质联合编码来自顶叶皮层的自我中心表征和来自丘脑前核的头朝向信号，并投射至内侧颞叶形成非自我中心表征。D 压后皮质的神经元联合编码自我中心表征和头朝向表征示意图。Parietal Cortex (顶叶), PC; Retrospinal Cortex (压后皮质), RSC; Medial Temporal Lobe (内侧颞叶), MTL; Anterior Nucleus of the Thalamus (丘脑前核)，ANT。

2.2 空间参考系转换的实证研究

跨物种研究均表明后顶叶、压后皮质支持自我中心表征(Derbie et al., 2021; Li et al., 2021)，这与 BB model 的部分假设相符(Bicanski & Burgess, 2018)。啮齿类动物研究在后顶叶和压后皮质中发现了自我中心边界向量细胞(Alexander et al., 2020; Cheng et al., 2024)。人类核磁研究表明，在进行虚拟现实空间导航任务时，后顶叶的血氧水平依赖信号受自我中心方向调控(Spiers & Maguire, 2007)。另一项人类研究发现后顶叶的血氧水平依赖信号可分类目标的自我中心方向，包括处于视野外的目标(Schindler & Bartels, 2013)。内侧颞叶对非自我中心空间变量的表征也受到众多实验证据支持。研究者在海马中发现编码特定地点的位置细胞(O'Keefe & Dostrovsky, 1971)，在丘脑前核发现响应方向的头朝向细胞(Taube et al., 1990)以及在内嗅皮质发现呈六边形发放模式的网格细胞(Hafting et al., 2005)，上述细胞均编码非自我中心信息。人类虚拟现实导航实验在内嗅皮质的血氧水平依赖信号和局部场电位信号上均发现了类网格表征(Chen et al., 2018; Doeller et al., 2010)；另一项核磁研究采用多变量分析发现，内嗅和下托编码非自我中心目标方向，而后顶叶编码自我中心目标方向(Chadwick et al., 2015)。研究者还发现在虚拟现实导航过程中，旁海马、压后皮质以及内侧内嗅的血氧水平依赖信号可以解码头朝向(Nau et al., 2020)。然而，自我中心和非自我中心表征在顶叶-压后皮质-内侧颞叶环路上的拓扑排列尚存在争议。最近也有研究在海马、外侧内嗅、旁海马发现了自我中心信号(Wang et al., 2020)，如 wang 等人 (2020) 在啮齿类动物外侧内嗅发现了自我中心边界细胞以及自我中心目标细胞(Wang et al., 2018)，而 Kunz 等人 (2021) 则在人类旁海马等区域发现自我中心边界细胞(Kunz et al., 2021)。这可能与海马的目标导向导航功能以及以第一人称视角经历情景记忆的功能有关(Wang et al., 2020)。上述发现表明，BB model 可能有过度简化的嫌疑，顶叶-压后皮质-内侧颞叶回路对自我中心和非自我中心空间信息的

编码可能并非简单的二分结构，而是呈现出梯度分布。其中，靠近内侧颞叶的区域更倾向于编码全局非自我中心信息，而顶叶皮层则更专注于表征局部自我中心信息（图 1 B)。未来研究可进一步探索两种空间信息的神经表征在该回路中的具体拓扑分布。此外，目前较少有研究通过神经活动对自我中心和非自我中心空间变量进行重建。而反向编码模型作为一种流行的多变量分析方法，可以基于神经活动重建群体水平的刺激表征(Sprague et al., 2018)，未来研究可利用反向编码模型，在顶叶-压后皮质-内侧颞叶轴上重建自我与非自我中心空间变量，从而进一步探讨这些变量在参考系转换过程中的动态变化。

表 1 表征自我中心变量和非自我中心变量的细胞

细胞类型	细胞特点	脑区	空间参考系	主要文献
位置细胞	在环境中的特定位置放电	海马（CA1、CA3)	非自我中心	(O'Keefe & Dostrovsky, 1971)
网格细胞	在环境中以六边形网格模式放电	内侧内嗅皮层	非自我中心	(Hafting et al., 2005)
头朝向细胞	编码头部相对于环境参照物的朝向	后托、丘脑前核	非自我中心	(Taube et al., 1990)
边界向量细胞	编码与环境边界的距离和方向	下托	非自我中心	(Lever et al., 2009)
目标向量细胞	编码相对于物体的距离和方向	内侧内嗅皮层	非自我中心	(Høydal et al., 2019)
地标向量细胞	编码相对于特定地标的位置	海马（CA1)	非自我中心	(Deshmukh & Knierim, 2013)
自我中心边界细胞	编码边界相对于个体的朝向、位置信息	压后皮质、后鼻皮层、外侧内嗅皮层	自我中心	(Alexander et al., 2020; Wang et al., 2018)
自我中心目标细胞	编码视野内物体相对于个体的位置和朝向	外侧内嗅皮层	自我中心	(Wang et al., 2018)

联合空间表征是空间参考系转换的关键。根据 BB model，自我中心空间表征通过压后皮质内的头朝向-自我中心表征联合编码神经元转化为非自我中心空间表征(Bicanski & Burgess, 2018)，详细转换过程可见综述(Bicanski & Burgess, 2020)。联合编码神经元的活动通常表现为增益调制模式，即神经元对一个空间变量的放电率幅度会随另一个空间变量而减少或增加(Alexander, Robinson, et al., 2023)。已有研究表明，在啮齿类动物自由探索时，压后皮质的联合编码神经元同时受到头朝向和自我中心边界向量信号的调控(Alexander et al., 2020)。人类研究也发现压后皮质常被观察到在涉及参考系转换的任务中激活(Alexander, Place, et al., 2023; Lin et al., 2015)。然而，其他啮齿类研究也在后顶叶(Wilber et al., 2014)、外侧内嗅皮层(Wang et al., 2018)和鼻后皮层(Gofman et al., 2019)发现了自我-非自我中心联合编码神经元，这表明可能存在多个参考系转换脑区。尽管 BB model 认为压后皮质是自我中心和非自我中心空间信息联合表征的脑区，类似的联合编码信号尚未在人类大脑中得到验证，也不清楚压后皮质是否是唯一实现自我中心-非自我中心空间信息联合编码脑区。

根据 BB model，自我-非自我中心参考系转换时，信息流从自我中心表征脑区（顶叶/后

顶叶) 传递到联合编码脑区 (压后皮质)，再到非自我中心表征脑区 (内侧颞叶)；而非自我-自我中心参考系转换时，信息流方向相反。啮齿类动物研究发现，光遗传抑制内嗅皮质中非自我中心神经元的活动会影响压后皮质的自我中心编码，这表明内嗅皮质到压后皮质的信息流可能在空间参考系转换中起重要作用(van Wijngaarden et al., 2020)。人类 EEG 研究表明，非自我中心导航者的脑活动以枕叶-顶叶-压后皮质网络为主导，这提示压后皮质、顶叶和枕叶皮质在将自我中心的视觉空间信息转换到非自我中心参考系中发挥重要作用(Lin et al., 2018)，但 EEG 信号的空间分辨率差，并且难以探测深部脑区信号，压后皮质与内侧颞叶间信息流在参考系转换中的作用仍缺乏直接验证。目前尚不清楚在参考系转换过程中，自我与非自我中心空间信息的跨脑区传递具体如何实现。前人研究表明低频神经振荡在跨脑区交互中起关键作用，其中 theta 振荡相位同步和 theta-gamma 相位幅值耦合均与跨脑区信息传递有关(Hyafil et al., 2015)。已有研究发现压后皮质与海马有很强的 theta 相位同步(Alexander et al., 2020; Alexander et al., 2018)，后续研究可进一步探测在参考系转换过程中的跨脑区信息交互是否依赖低频神经振荡。

2.3 颅内脑电技术助力空间参考系转换的神经机制研究

神经振荡作为认知加工的重要基础，通过协调多个神经元在特定时间窗口内的同步活动，支持复杂认知任务(Buzsáki & Vöröslakos, 2023)。因此，神经振荡可能在自我中心、非自我中心空间信息的表征中起关键作用。颅内脑电技术具有高时空分辨率和多位点记录的优势，能够直接记录大脑内部的神经振荡活动，为研究空间参考系转换的神经机制提供了独特的视角和强有力的支持。利用颅内脑电技术，研究者在内侧前额叶和内嗅皮质发现了 theta 振荡的类网格状表征 (一种非自我中心表征，见表 1)(Chen et al., 2021; Chen et al., 2018)。Moraresku 等人 (2023) 利用颅内脑电技术的高时间分辨率探讨了自我中心和非自我中心信息处理的时间动态及其相关脑区，结果表明自我中心表征的特异性脑区集中在内侧颞叶-枕叶区，而非自我中心表征的特异性脑区集中于顶内沟，并且自我中心信息的处理早于非自我中心信息(Moraresku et al., 2023)。此外，神经振荡在跨脑区的信息交互中也发挥关键作用(Hyafil et al., 2015)。研究发现，内嗅皮质和内侧前额叶的类网格表征通过同步的 theta 振荡实现协调，theta 同步强度与非自我中心记忆提取的准确性显著相关(Chen et al., 2021)。空间参考系转换过程中顶叶、压后皮质和内侧颞叶的信息传递也可能依赖低频神经振荡。综上，颅内脑电技术不仅为研究神经振荡在自我中心和非自我中心信息表征中的作用提供了有力工具，还为探索其在空间参考系转换时如何协同多脑区同步提供了新的契机。

此外，目前神经科学领域针对行为与神经活动因果关系的研究仍较为有限，电刺激技术

为此提供了重要窗口。已有研究表明，通过颅内电极在内侧颞叶 (如海马和内嗅皮质等与空间表征相关的脑区) 施加安全范围内的电刺激可影响非自我中心空间记忆(Mankin & Fried, 2020; Suthana et al., 2012)。未来研究可以针对参考系转换的核心脑区施加安全范围内的电刺激，进一步探究参考系转换的因果机制。

3. 问题提出

空间参考系转换的神经机制是空间导航理论不可或缺的一部分。已有研究通过神经计算模型对这一过程进行了建模(Bicanski & Burgess, 2018, 2020)，同时，大量啮齿类动物和少量人类的实证研究也对其神经机制进行了探索(Colombo et al., 2017; Wang et al., 2020)。然而，当前的研究仍存在以下关键问题：

第一，自我中心和非自我中心空间变量的神经表征尚不清楚。尽管自我中心变量 (如目标的自我中心方向) 和非自我中心变量 (如头朝向、目标的非自我中心方向) 的概念已被广泛讨论(Bicanski & Burgess, 2020)，但其介观层面的电生理表征仍然模糊。自我中心和非自我中心表征在顶叶-压后皮质-内侧颞叶环路上的拓扑排列尚存在争议。此外，少有研究能通过神经活动重建自我中心、非自我中心空间变量，这一问题的解决对于揭示空间变量的动态变化与转换机制，以及理解大脑如何实现动态空间计算具有重要意义。

第二，人类联合空间表征的神经机制尚未明确。尽管动物实验表明压后皮质在联合空间表征 (如头朝向与自我中心目标方向联合编码) 中发挥重要作用(Alexander et al., 2020)，但人类压后皮质是否参与类似的联合表征尚无定论，也不清楚其是否是唯一自我中心、非自我中心空间信息联合表征脑区。此外，联合空间表征在不同参考系转换方向 (即非自我-自我参考系转换与自我-非自我参考系转换) 中是否有所不同尚不清楚。

第三，空间参考系转换中的信息流向尚不明晰。计算模型预测，自我中心到非自我中心参考系的转换过程涉及从顶叶到压后皮质再到内侧颞叶的信息流动，而非自我中心到自我中心参考系的转换则呈现反向流动(Bicanski & Burgess, 2018)。然而，上述假设尚缺乏实验证据支持，目前尚不清楚在不同参考系转换方向中，跨脑区的信息传递方式是否与模型预测一致，以及这种动态交互的实现是否依赖低频振荡。

第四，空间参考系转换的神经机制缺乏因果性证据。现有研究结果主要来自于关联性数据 (如脑区神经活动模式与行为表现的相关性)，但关键脑区在参考系转换中的因果作用仍不明确。例如，能否通过电刺激调控压后皮质能够显著提升或削弱空间参考系转换能力？针对因果性问题的研究将为验证关键脑区功能提供直接证据，并有助于理论研究向实际临床应

用转化。

4. 研究构想

本研究拟采用高时空分辨率的颅内脑电技术，系统考察空间参考系转换过程中顶叶-压后皮质-内侧颞叶环路对非自我中心空间变量、自我中心空间变量及联合空间编码的动态表征和信息流向。结合深部电刺激技术，因果性验证该脑区环路在参考系转换中的作用，并探索提升空间参考系转换能力的电刺激方案。总体框架如图 2 所示。

4.1 自下而上的自我-非自我中心参考系转换机制

研究一与研究二拟招募在顶叶、压后皮质、内侧颞叶植入电极的难治性癫痫患者为被试，采用改编自 Bellmund 等人 (2016) 的空间记忆任务(Bellmund et al., 2016)。该任务要求被试学习并回忆虚拟城市中 18 个目标建筑物的方向。虚拟城市的中心设有一座无线电塔，城市外的东、南、西、北四个方向分别有四座形状各异的山脉作为定位参照物。研究一聚焦于方向学习阶段，在这一阶段被试需要以第一人称视角学习目标建筑物的方位，随后，在以全局环境地图上指出目标建筑物的非自我中心方向。研究首先以脑电时频信号为特征，采用编码模型和分类器解码自我中心目标方向、非自我中心目标方向及头朝向信号，并定位上述空间变量的有效神经表征在顶叶-压后皮质-内侧颞叶环路中的分布。随后，通过反向编码模型重建这些空间变量，并通过格兰杰因果分析和跨频耦合技术解析重建结果显著期间相关脑区的信息流向，以及信息流与学习表现的关联性。利用表征相似性分析探讨压后皮质对自我中心目标方向与头朝向的联合编码机制。

4.2 自上而下的非自我-自我参考系转换机制

研究二聚焦于方向测试阶段，被试需将记忆中的非自我中心目标方向转换为自我中心方向。具体流程如下：被试需要在以全局布局为背景的圆环上标记目标建筑物的非自我中心目标方向，随后在第一人称视角下指出目标建筑物的位置。研究二的分析与研究一一致，包括探究顶叶-压后皮质-内侧颞叶对自我中心目标方向、非自我中心目标方向以及头朝向信号的表征、压后皮质对自我中心目标方向和头朝向的联合编码，以及顶叶-压后皮质-内侧颞叶环路的信息流向。

4.3 神经调控空间参考系转换

研究三旨在通过电刺激调控自我中心向非自我中心参考系的转换过程，招募在压后皮质和内侧颞叶植入电极的难治性癫痫患者，采用改编自 Lin 等人 (2015) 的路径整合任务(Lin et al., 2015)。被试可采用非自我中心策略 (基于全局参照系，涉及自我中心向非自我中心信

息转换）或自我中心策略（基于自我参照系，无需参考系转换）。研究拟在注视点阶段，对压后皮质实施 50 Hz 刺激、theta burst 刺激或无刺激，以考察不同电刺激模式对压后皮质神经振荡特性及其与内侧颞叶功能连接的调控作用，并探究神经活动变化与非自我中心策略下行为表现的关联。

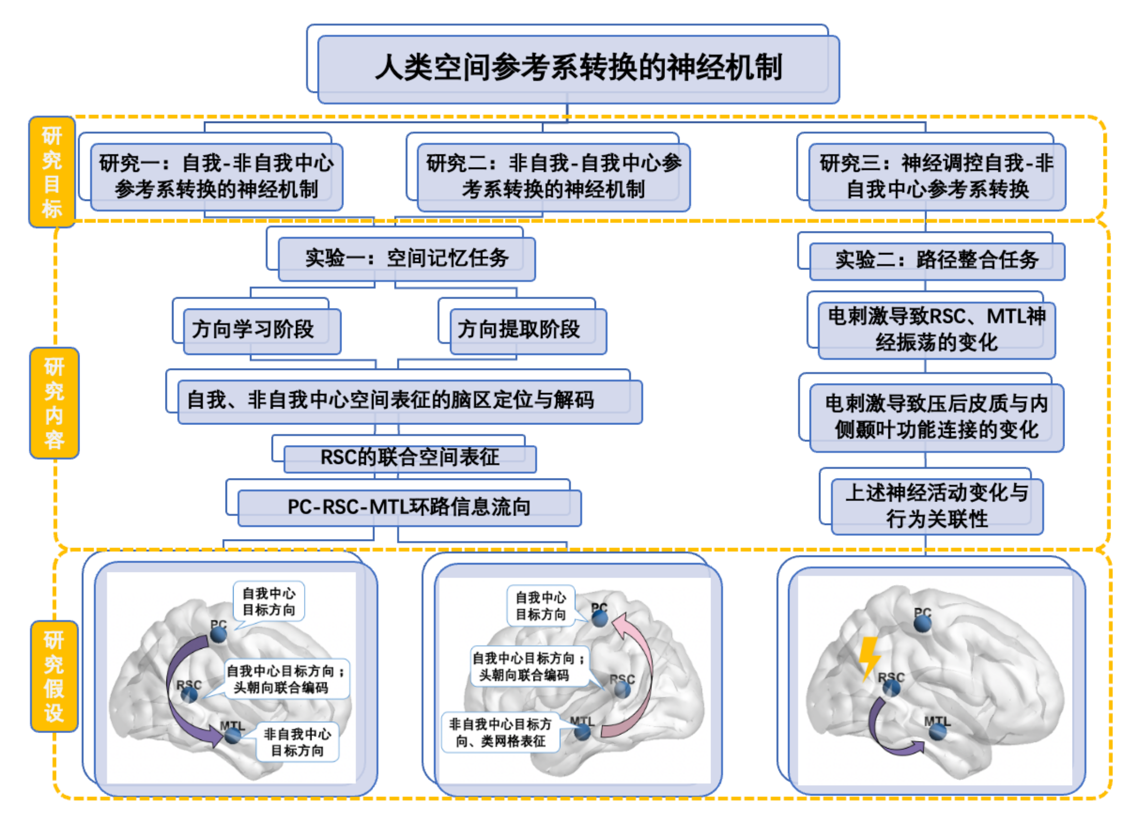


图 2 人类空间参考系转换神经机制的研究框架

5. 理论构建与创新

空间参考系转换的神经机制研究是空间导航领域的前沿热点。本研究拟招募在顶叶、压后皮质和内侧颞叶植入电极的难治性癫痫患者为被试，结合计算理论模型和多模态神经技术，深入探讨人类空间参考系转换的动态过程及调控机制。

(1) 探索自我中心与非自我中心空间表征脑区的拓扑分布

现有研究表明，BB model 可能有过度简化的嫌疑，顶叶-压后皮质-内侧颞叶回路对自我中心和非自我中心空间信息的编码可能并非简单的二分模式，而是呈梯度分布(Clark et al., 2018; Wang et al., 2020)。本研究将采用反向编码模型、表征相似性分析及分类器等多变量分析技术，解码头朝向、自我中心目标方向和非自我中心目标方向的神经表征，揭示自我与非自我中心变量在顶叶-压后皮质-内侧颞叶环路中的拓扑分布规律。本研究不仅有助于优化 BB model 对空间信息表征机制的解释，还为未来更深入探索空间认知能力提供了新的研究视角与方向。

(2) 揭示低频神经振荡在空间参考系转换过程中的信息传递作用

BB model 强调空间参考系转换需要多脑区协作，但未具体阐明跨脑区信息传递的神经机制。本研究基于低频神经振荡在脑区交互中的关键作用，假设当自我中心参考系转换为非自我中心参考系时，顶叶、压后皮质和内侧颞叶的 theta 相位同步及 theta-gamma 相位幅值耦合显著，信息流从顶叶依次传递至压后皮质和内侧颞叶；反之，在非自我中心参考系转换为自我中心参考系时，信息流方向相反，且同样伴随低频振荡的相位耦合特性。本研究拟填补 BB model 关于自我中心和非自我中心空间信息如何跨脑区传递的空白，有助于空间导航理论研究向临床干预与类脑智能应用的转化。

(3) 验证压后皮质在参考系转换中的因果作用

通过深部电刺激技术，本研究将因果性验证压后皮质在参考系转换中的关键作用，同时探索不同电刺激模式 (如 theta burst 刺激) 对行为表现的影响。研究结果不仅为空间参考系转换的 BB model 提供了可靠因果证据，为空间认知调控方法提供理论支持，还可为提升个体空间能力的干预研究提供了新思路。

参考文献

Alexander, A. S., Carstensen, L. C., Hinman, J. R., Raudies, F., Chapman, G. W., & Hasselmo, M. E. (2020). Egocentric boundary vector tuning of the retrosplenial cortex. *Science Advances*, *6*(8), eaaz2322.

Alexander, A. S., Place, R., Starrett, M. J., Chrastil, E. R., & Nitz, D. A. (2023). Rethinking retrosplenial cortex: perspectives and predictions. *Neuron*, *111*(2), 150−175.

Alexander, A. S., Rangel, L. M., Tingley, D., & Nitz, D. A. (2018). Neurophysiological signatures of temporal coordination between retrosplenial cortex and the hippocampal formation. *Behavioral neuroscience*, *132*(5), 453−468.

Alexander, A. S., Robinson, J. C., Stern, C. E., & Hasselmo, M. E. (2023). Gated transformations from egocentric to allocentric reference frames involving retrosplenial cortex, entorhinal cortex, and hippocampus. *Hippocampus*, *33*(5), 465−487.

Bellmund, J. L., Deuker, L., Navarro Schröder, T., & Doeller, C. F. (2016). Grid-cell representations in mental simulation. *Elife*, *5*.

Bicanski, A., & Burgess, N. (2018). A neural-level model of spatial memory and imagery. *Elife*, *7*.

Bicanski, A., & Burgess, N. (2020). Neuronal vector coding in spatial cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, *21*(9), 453−470.

Buzsáki, G., & Vöröslakos, M. (2023). Brain rhythms have come of age. *Neuron*, *111*(7), 922−926.

Chadwick, M. J., Jolly, A. E., Amos, D. P., Hassabis, D., & Spiers, H. J. (2015). A goal direction signal in the human entorhinal/subicular region. *Current Biology*, *25*(1), 87−92.

Chen, D., Kunz, L., Lv, P., Zhang, H., Zhou, W., Liang, S., Axmacher, N., & Wang, L. (2021). Theta oscillations coordinate grid-like representations between ventromedial prefrontal and

entorhinal cortex. *Science Advances*, *7*(44), eabj0200.

Chen, D., Kunz, L., Wang, W., Zhang, H., Wang, W. X., Schulze-Bonhage, A., Reinacher, P. C., Zhou, W., Liang, S., Axmacher, N., & Wang, L. (2018). Hexadirectional Modulation of Theta Power in Human Entorhinal Cortex during Spatial Navigation. *Current Biology*, *28*(20), 3310–3315.e3314.

Cheng, N., Dong, Q., Zhang, Z., Wang, L., Chen, X., & Wang, C. (2024). Egocentric processing of items in spines, dendrites, and somas in the retrosplenial cortex. *Neuron*, *112*(4), 646–660. e648.

Clark, B. J., Simmons, C. M., Berkowitz, L. E., & Wilber, A. A. (2018). The retrosplenial-parietal network and reference frame coordination for spatial navigation. *Behavioral neuroscience*, *132*(5), 416–429.

Colombo, D., Serino, S., Tuena, C., Pedroli, E., Dakanalis, A., Cipresso, P., & Riva, G. (2017). Egocentric and allocentric spatial reference frames in aging: A systematic review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *80*, 605–621.

Derbie, A. Y., Chau, B. K., Wong, C. H., Chen, L. D., Ting, K. h., Lam, B. Y., Lee, T. M., Chan, C. C., & Smith, Y. (2021). Common and distinct neural trends of allocentric and egocentric spatial coding: An ALE meta-analysis. *European Journal of Neuroscience*, *53*(11), 3672–3687.

Deshmukh, S. S., & Knierim, J. J. (2013). Influence of local objects on hippocampal representations: Landmark vectors and memory. *Hippocampus*, *23*(4), 253–267.

Doeller, C. F., Barry, C., & Burgess, N. (2010). Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature*, *463*(7281), 657–661.

Ekstrom, A. D., & Hill, P. F. (2023). Spatial navigation and memory: A review of the similarities and differences relevant to brain models and age. *Neuron*, *111*(7), 1037–1049.

Gofman, X., Tocker, G., Weiss, S., Boccara, C. N., Lu, L., Moser, M.-B., Moser, E. I., Morris, G., & Derdikman, D. (2019). Dissociation between postrhinal cortex and downstream parahippocampal regions in the representation of egocentric boundaries. *Current Biology*, *29*(16), 2751–2757. e2754.

Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, *436*(7052), 801–806.

Høydal, Ø. A., Skytøen, E. R., Andersson, S. O., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2019). Object-vector coding in the medial entorhinal cortex. *Nature*, *568*(7752), 400–404.

Hyafil, A., Giraud, A. L., Fontolan, L., & Gutkin, B. (2015). Neural Cross-Frequency Coupling: Connecting Architectures, Mechanisms, and Functions. *Trends in neurosciences*, *38*(11), 725–740.

Kunz, L., Brandt, A., Reinacher, P. C., Staresina, B. P., Reifenstein, E. T., Weidemann, C. T., Herweg, N. A., Patel, A., Tsitsiklis, M., & Kempter, R. (2021). A neural code for egocentric spatial maps in the human medial temporal lobe. *Neuron*, *109*(17), 2781–2796. e2710.

Lever, C., Burton, S., Jeewajee, A., O'Keefe, J., & Burgess, N. (2009). Boundary vector cells in the subiculum of the hippocampal formation. *Journal of Neuroscience*, *29*(31), 9771–9777.

Li, J., Zhang, R., Liu, S., Liang, Q., Zheng, S., He, X., & Huang, R. (2021). Human spatial navigation: Neural representations of spatial scales and reference frames obtained from an ALE meta-analysis. *NeuroImage*, *238*, 118264.

Lin, C. T., Chiu, T. C., Wang, Y. K., Chuang, C. H., & Gramann, K. (2018). Granger causal connectivity dissociates navigation networks that subserve allocentric and egocentric path

integration. *Brain Research*, *1679*, 91−100.

Lin, C. T., Chiu, T. C., & Gramann, K. (2015). EEG correlates of spatial orientation in the human retrosplenial complex. *NeuroImage*, *120*, 123−132.

Mankin, E. A., & Fried, I. (2020). Modulation of human memory by deep brain stimulation of the entorhinal-hippocampal circuitry. *Neuron*, *106*(2), 218−235.

Moraresku, S., Hammer, J., Janca, R., Jezdik, P., Kalina, A., Marusic, P., & Vlcek, K. (2023). Timing of allocentric and egocentric spatial processing in human intracranial EEG. *Brain Topography*, *36*(6), 870−889.

Nau, M., Navarro Schröder, T., Frey, M., & Doeller, C. F. (2020). Behavior-dependent directional tuning in the human visual-navigation network. *Nature communications*, *11*(1), 3247.

O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map: preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, *34*(1), 171−175.

Schindler, A., & Bartels, A. (2013). Parietal cortex codes for egocentric space beyond the field of view. *Current Biology*, *23*(2), 177−182.

Spiers, H. J., & Maguire, E. A. (2007). A navigational guidance system in the human brain. *Hippocampus*, *17*(8), 618−626.

Sprague, T. C., Adam, K. C. S., Foster, J. J., Rahmati, M., Sutterer, D. W., & Vo, V. A. (2018). Inverted Encoding Models Assay Population-Level Stimulus Representations, Not Single-Unit Neural Tuning. *ENeuro*, *5*(3).

Suthana, N., Haneef, Z., Stern, J., Mukamel, R., Behnke, E., Knowlton, B., & Fried, I. (2012). Memory enhancement and deep-brain stimulation of the entorhinal area. *New England Journal of Medicine*, *366*(6), 502−510.

Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *Journal of Neuroscience*, *10*(2), 420−435.

van Wijngaarden, J. B., Babl, S. S., & Ito, H. T. (2020). Entorhinal-retrosplenial circuits for allocentric-egocentric transformation of boundary coding. *Elife*, *9*.

Wang, C., Chen, X., & Knierim, J. J. (2020). Egocentric and allocentric representations of space in the rodent brain. *Current opinion in neurobiology*, *60*, 12−20.

Wang, C., Chen, X., Lee, H., Deshmukh, S. S., Yoganarasimha, D., Savelli, F., & Knierim, J. J. (2018). Egocentric coding of external items in the lateral entorhinal cortex. *Science*, *362*(6417), 945−949.

Wilber, A. A., Clark, B. J., Forster, T. C., Tatsuno, M., & McNaughton, B. L. (2014). Interaction of egocentric and world-centered reference frames in the rat posterior parietal cortex. *Journal of Neuroscience*, *34*(16), 5431−5446.

Neural mechanisms underlying the transformation between egocentric and allocentric spatial reference frames

LIU Jiali[1,2] ZHAO Haichao[1,2] HE Qinghua[1,2]

(1 Department of Psychology, Southwest University; 2 Key Laboratory of Cognition and Personality, Ministry of Education, Southwest University, Chongqing 400715)

Abstract: Organisms utilize both egocentric and allocentric reference frames to encode and represent spatial information, and the transformation between these two frames lies at the heart of cognitive map formation and application. Previous studies have suggested that the parietal cortex, retrosplenial cortex, and medial temporal lobe circuit support spatial reference frame transformations, but the precise neural mechanisms remain elusive. Grounded in computational models, we propose to employ intracranial EEG recordings to comprehensively investigate the neural dynamics underlying spatial reference frame transformation through three key avenues: (1) characterizing the dynamic representations of egocentric and allocentric spatial variables across the parietal cortex, retrosplenial cortex, and medial temporal lobe; (2) elucidating the integrative role of the retrosplenial cortex in jointly encoding egocentric and allocentric spatial information; (3) mapping the patterns of neural interaction and directional information flow among these regions during reference frame transformations. Building upon these findings, deep brain stimulation will be applied to the retrosplenial cortex within safe parameters to explore the causal mechanisms underlying reference frame transformation. This study aspires not only to advance the theoretical framework of spatial navigation but also to provide novel insights for the development of targeted interventions to address age-related spatial cognitive decline.

Keywords: Spatial reference frame,egocentric spatial representation, allocentric spatial representation, cognitive map, intracranial EEG